DOI:10.11931/guihaia.gxzw201711007

茂兰喀斯特森林不同地形部位青冈种群结构与分布格局研究

吴邦利，龙翠玲*，秦随涛

（贵州师范大学地理与环境科学学院， 贵阳 550001）

摘　要：青冈（*Cyclobalanopsis glauca*）是亚热带常绿阔叶林的建群种和优势种之一。以茂兰国家级喀斯特森林自然保护区不同地形部位（漏斗、坡地、槽谷）青冈种群为研究对象，以立木级结构代替年龄结构的方法研究青冈种群结构，并绘制种群的存活曲线。采用方差/均值比率法（偏离指数 C_X）、负二项参数（K）、丛生指数（I）、平均拥挤度（M*）、聚块性指数（PAI）和聚集指数（Ca）等聚集度指标测定青冈种群分布格局，以评价茂兰喀斯特森林青冈种群的结构特征与更新潜力。结果表明：三种地形部位中，青冈II级幼树占绝对优势，其次是幼苗，中、大树占一定比例，存活曲线接近于 Deevey III型，种群具有较强的自我更新能力，表现为增长型种群。三种地形部位青冈种群除槽谷有完整的径级结构外，漏斗和坡地的径级结构不完整，但均表现为幼苗数量少于幼树，幼树个体数量最多，中树和大树的数量最少，呈中间高而两端低的径级结构。不同地形部位青冈种群分布格局为随机分布，分布格局在种群生长过程中发生变化，表现为随龄级的增加聚集程度减弱，从聚集型向随机型转变，其中，幼苗、幼树、小树多呈聚集分布，中树、大树多呈随机分布。该研究可为茂兰自然保护区青冈种群的合理保护提供科学依据。

关键词：茂兰，喀斯特森林，青冈，种群结构，分布格局

Studies on population structure and distribution pattern of *Cyclobalanopsis Glauca* at different topography sites in Maolan karst forest

WU Bang-Li, LONG Cui-Ling, QIN Sui-Tao

(*College of Geography and Environmental Sciences, Guizhou Normal University,* Guiyang 550001, China)

Abstract: *Cyclobalanopsis glauca* is one of the constructive species and dominant species in subtropical evergreen broad-leaved forest. *Cyclobalanopsis glauca* is the dominant species too in karst forest of Maolan National Reserve and plays an important role in the ecosystem. In order to reveal population dynamics of *Cyclobalanopsis glauca*, *Cyclobalanopsis glauca* of different topography sites (Funnel, Hillside, Valley) in Maolan National Reserve were selected as the object of research. The population structure was studied by the method of tree class structure instead of age structure, and survival curves of *Cyclobalanopsis glauca* was drawn. The distribution patterns of the population were measured by applying aggregate indices, including variance/mean ration (deviation

基金项目：国家自然科学基金（31660107）；贵州省自然科学基金[黔科合 J 字(2012)2280 号]

[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660107); Natural Science Foundation of Guizhou Province ((2012)2280)]。

作者简介：吴邦利（1993-），女，贵州黎平人，在读硕士，主要研究方向为环境生态学，(E-mail)：499756985@qq.com

***通讯作者**：龙翠玲，博士，教授，主要从事植被生态学研究，(E-mail)：longcuiling898@163.com

index C_X), negative binomial parameter（K）,clumping index（I）, mean crowding index（M*）, patchiness index（PAI） and aggregation index （Ca). This study was in order to evaluate the population structure and renewal potential of *Cyclobalanopsis glauca* in Maolan National Reserve. The results showed that the IIclass saplings of *C. glauca* were absolute predominance, the seedlings were the second, and there were some adult individuals, the population had strong self-renewal capacity, characterized by a growing population. The survival curve tended to be the type Deevey III. Among three topography sites, there was complete diameter class structure of *C. glauca* in valley, but the diameter class structures were not complete in hillside and funnel. It showed that the number of seedlings were less than saplings, the number of saplings was the largest, the number of middle and large trees were the least, the diameter structure of *Cyclobalanopsis glauca* was high in the middle and low in both ends. The distribution pattern of *C. glauca* population showed random distribution at different topography sites, and changed from clump to random with the development of the population. It showed that seedlings and saplings were clump distribution, but middle size and large trees were random distribution. The population structure and distribution pattern of *Cyclobalanopsis glauca* among three topography sites are different. This study will provide scientific support for *C. glauca* protection and management in Maolan karst forest.

Key words: Maolan，karst forest，*Cyclobalanopsis glauca*，population structure，distribution pattern

种群大小、年龄和分布格局是植物种群的重要结构特征，它们不仅反映不同个体的配置情况和种群的数量特征，而且反映了种群和环境间的相互关系（彭少麟, 1993）。青冈（*Cyclobalanopsis glauca*）为壳斗科青冈属常绿乔木，耐瘠薄，喜钙，幼树耐阴，大树喜光，为中性喜光树种。其生态适应性强，具有良好的生态功能和经济价值，在我国亚热带森林生态系统中占有重要地位（陈秋夏等，2011）。青冈在贵州茂兰喀斯特森林中亦有大量分布，是茂兰喀斯特森林的优势乔木树种之一（龙翠玲, 2008）。茂兰自然保护区位于云贵高原向广西丘陵盆地过渡的斜坡地带，区内喀斯特十分发育，有落水洞、漏斗、洼地、槽谷及盆地等地貌形态，地形组合复杂多样，有峰丛漏斗、峰丛洼地和峰林盆地等。茂兰喀斯特森林是一类特殊的森林生态系统，蕴藏着丰富的生物多样性，同常态地貌上的森林植被相比，在群落外貌、群落性质、区系组成、演替更新动态、生态环境以及生态系统对环境的影响等方面都有显著不同（朱守谦,1987）。因此，茂兰自然保护区地形组合的多样化和小生境的高度异质性为青冈种群的生存提供了适宜的环境条件，是研究喀斯特森林青冈种群结构与分布格局的理想场所。目前，有关青冈的研究主要集中于温度和土壤含水量对青冈种子萌发的影响（张德楠等，2013）、种子萌发的生理生态学研究（曾丹娟等，2013）、生长规律及生物量分布格局（黄石嘉等，2017）、果实抗癌活性（甘耀坤等，2010）、种内与种间竞争（曾思齐等，2016）、水分生理对比（邓艳等，2006）、干旱胁迫对青冈苗木的影响（张中峰等，2012）等方面。此外，还有对常绿阔叶林青冈群落结构及物种多样性（刘瑜等，2013）、种群结构和动态（蔡飞，2000）、种群结构与分布格局等（胡小兵等，2003）的研究；有关喀斯特森林青冈种群也有一些研究，如桂林岩溶石山青冈栎种群的结构特征(姚贻强等，2008)，茂兰喀斯特森林不同演替阶段优势乔木种群结构与分布格局（覃弦和龙翠玲，2016）等。这些研究为喀斯特区青冈种群的深入研究奠定了基础，但与常绿阔叶林相比而言，喀斯特森林青冈种群的研究较少。我国西南地区脆弱的喀斯特生境，生态条件严酷，不利于植物种群的繁殖和生长，加上人为的干扰与破坏，喀斯特植被退化严重，青冈是岩溶区植被恢复与重建的重要树种之一（李先琨等，2003）。因此，研究喀斯特森林青冈的种群结构和分布格局动态，了解其种群的生态特性、更新规律和群落的演替趋势具有重要的意义。该文以茂兰不同地形部位喀斯特森林青冈种群为研究对象，分析其种群结构及分布格局的地形差异性，探索青冈种群的数量特征和维持机制，为茂兰喀斯特森林植物种群的合理保护和退化喀斯特森林植被的恢复与重建提供理论依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究地位于贵州省南部荔波县的茂兰国家级喀斯特森林自然保护区（107°52′～108°05′E，25°09′～25°20′N)）。区内喀斯特峰丛地貌发育典型，海拔 430m~1078. 6m，平均海拔 800 m 左右。成土母岩以白云岩及石灰岩为主。7 月均温 26.4 ℃，1 月均温 8.3 ℃，年均温为 15.3 ℃，≥10℃以上积温 5727.9 ℃，年均降雨量 1 320. 5mm。全年平均相对湿度 83%。区内土层浅薄，土被不连续，地面岩石裸露率高。土壤以黑色石灰土为主，有机质和全氮含量丰富。保护区内是以青冈（*Cyclobalanopsis glauca*）、椤木石楠（*Photinia davidsoniae*）、狭叶润楠（*Machilus rehderi*）、香叶树(*Lindera communis*)、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、翅荚香槐（*Cladrastis platycarpa*）、朴树(*Celtis tetrandra*)、皱叶海桐(*Pittosporum crispulum Gagnep*)、裂果卫矛(*Euonymus dielsianus*)等为优势种的常绿落叶阔叶混交林。

3 种地形部位的生境特征：（1）漏斗：土壤为黑色石灰土，总覆盖度 95%。林下岩石露头多，岩石裂隙发育，土被不连续，但有成片土壤分布，低凹处土层厚 5~20cm，枯枝落叶层厚 5~10cm 的，局部地段有积水现象，水分条件好，光照条件差。（2）坡地：位于坡体中上部，林内岩石露头多，具大面积岩石崩塌碎块，土壤为黑色石灰土，总覆盖度 70%。岩石裂隙发育，土层浅薄且不连续，土壤多分布于岩石缝隙， 低凹处土层厚 1~3cm，枯枝落叶层厚 3~5cm，水分条件差，光照条件好。（3）槽谷：下坡坡位，谷底平坦，林下岩石露头多，土壤为黑色石灰土，总覆盖度 90%。岩石裂隙发育，土被不连续，有成片土壤分布，低凹处土层厚 2~6cm，枯枝落叶层厚 3~7cm。水分条件、光照条件适中（郑振宇和龙翠玲，2014）。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与调查方法

2014 年 5 月，在茂兰自然保护区选取坡地、槽谷、漏斗 3 种地形部位的典型森林群落，分别设置 20 m × 20 m 不连续样地 10 块，每种地形部位的样地面积为 4000 m^2，三种地形部位的样地总面积为 1.2 ha。采用 GPS 对各样地的地理坐标进行定位，并记录各样地的海拔、坡度、坡向等数据。把各样地划分成 10 m × 10 m 的样方，调查整个样地内的所有木本植物，记录种名、数量、胸径（地径）、高度、冠幅、郁闭度等指标。

1.2.2 种群径级结构和存活曲线

青冈材质坚韧，不易钻取木芯，生长年龄也很难确定，故用立木级结构代替年龄结构分析其种群结构，大小结构按 2 种方式处理：胸径在 2.5cm 以下的个体分 2 级，胸径大于 2.5cm 的个体分 4 级。根据以上划分标准，把 30 块样地中的青冈种群个体分类如下（李丽等，2007；王剑伟等，2008）：I级（幼苗），DBH< 2.5cm，H< 33cm；II级（幼树），DBH<2.5cm，H≥33cm；III级（小树），2.5cm≤DBH< 7.5cm，IV级（一级中树），7.5 cm≤DBH<15cm；V 级（二级中树），15cm≤DBH<22.5cm；VI级（大树），DBH≥22.5cm。同时以标准化存活数为纵坐标，以径级为横坐标，绘制种群存活曲线。

1.2.3 种群分布格局测定方法

种群分布格局及其聚集强度采用方差 /均值比率法（即偏离指数 C_x）、丛生指数（I）、负二项参数（K）、平均拥挤度（m*） 聚块性指数（PAI） 和聚集指数（C_a）（张维等，2016；赵正帅等，2016）。

（1） 方差、均值比

$C_x = V / m$ （$V = \sum (x_i - m)^2 / (n-1)$，$m = \sum (x_i / n)$）

式中：m 为样方中个体数均值，n 为小样方个数，x_i 为种群第 i 样方内的个体数。若 $C_x > 1$，集群分布；$C_x = 1$，随机分布； $C_x < 1$，均匀分布。该值的显著性可用 t 检验：

$$t = (C_x - 1) / \sqrt{\quad}$$

式中：当 $t = t_{0.05}$ 时，差异不显著；$t < t_{0.05}$ 时，符合泊松分布；$t > t_{0.05}$ 时，符合集群分布。C_x 值既可以判定种群分布格局，也可以区分种群聚集强度。

（2） 丛生指数

$I = V / m - 1$

式中：$I < 0$ 时为均匀分布；$I = 0$ 时为随机分布，$I > 0$ 时为集群分布。

（3） 负二项参数

$K = m^2 / (V - m)$

式中：$k < 0$ 时，为均匀分布；$k > 0$ 时，为聚集分布；k 值越小，则聚集程度越大；当 $k > 8$ 时，样地中的种群接近泊松分布，即随机分布。

（4） 平均拥挤度

$m^* = m + V / m - 1$

式中： $m^* > m$，集群分布；$m^* = m$，随机分布；$m^* < m$，均匀分布。

（5） 聚块性指数

$PAI = m^* / m$

式中：$m^*/m = 1$ 时，为随机分布；$m^*/m > 1$ 时，为聚集分布；$m^*/m < 1$ 时均匀分布。

（6） 聚集指数

$C_a = m^*/m - 1$

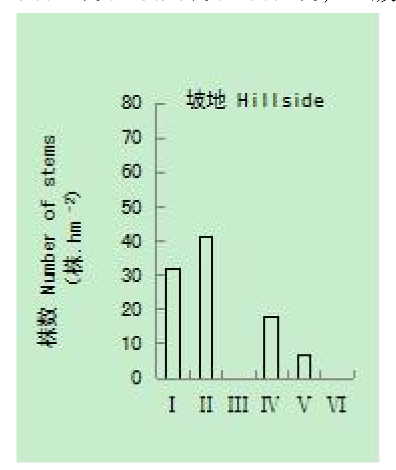
式中：当 $C = 1$ 时为随机分布；$C > 1$ 时为聚集分布；$C < 1$ 时均匀分布。

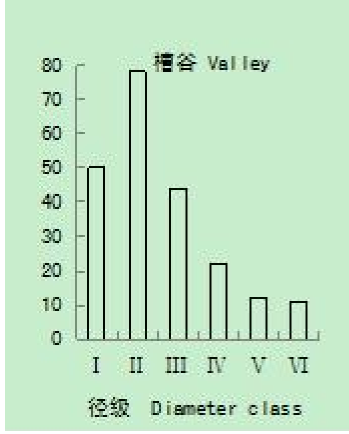
数据处理采用 Excel 2010。

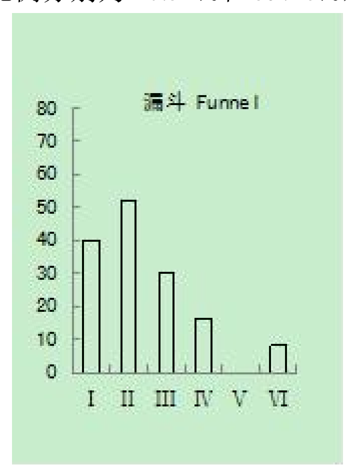
2 结果与分析

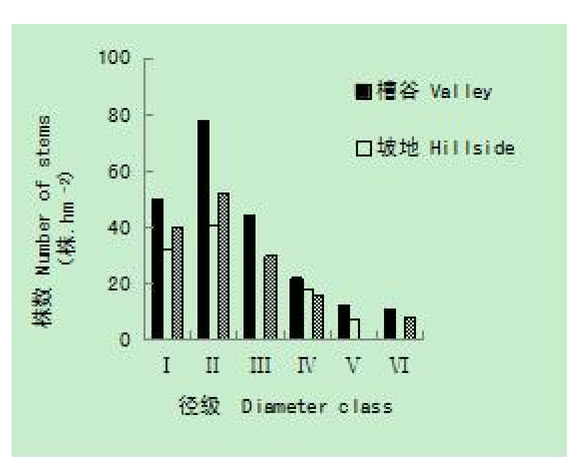
2.1 青冈种群结构分析

对三个不同地形部位的青冈种群进行统计（图 1）。由图 1 可知，I级幼苗数量比 II 级幼树少，但总体优于其它龄级；II级幼树在漏斗、坡地、槽谷中均有分布，所占比例分别为 30.41%、23.98%、45.61%；III级小树只分布在漏斗和槽谷中，比例分别为 40.54%和 59.46%，









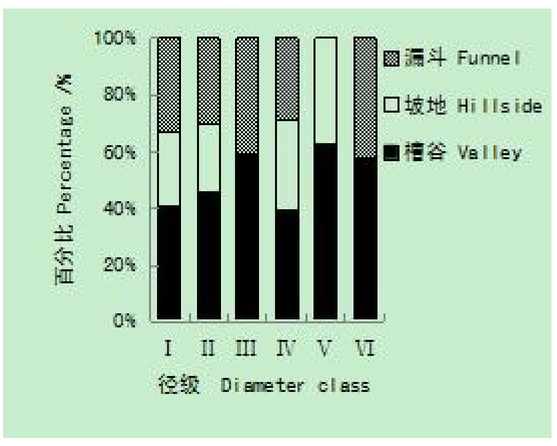


图 1　不同地形部位青冈种群径级结构

Fig.1 Population size structures of *Cyclobalanopsis glauca* at different topography sites.

坡地样地中无小树分布；IV（一级）中树三种地形均有分布，比例分别为槽谷（39.29%）、漏斗（32.1%）、坡地（28.57%）；V（二级）中树只分布在槽谷（63.16%）和坡地（36.84%）中；VI级大树只分布在槽谷（57.89%）和漏斗（42.11%）中。可见，三种地形部位青冈种群除槽谷有完整的径级结构外，漏斗缺少V（二级）中树，坡地青冈的径级结构最不完整，不但幼苗少，且缺乏小树和大树。三种地形部位均表现为幼树的数量最多，幼苗数量次之，中树和大树的数量最少，呈中间高而两端低的径级结构。

由图 2 可知，坡地的青冈种群存活曲线有III级小树和VI级大树的个体缺失，漏斗中的青冈种群有V级个体缺失，使二者的存活曲线出现断点，径级结构分布不连续。槽谷中青冈种群从II级幼树转变成III级小树时数量锐减，说明在这一过程中个体生存率较低。三种地形部位均表现为幼树个体占绝对优势，其次为幼苗数量，小树、中树、大树较少，存活曲线接近于 DeeveyIII型。由此可知，三种地形部位的青冈种群在生长过程中均出现过死亡高峰期，自然更新受阻，但幼苗和幼树较丰富，种群具有较强的自我更新能力，表现为增长型种群。

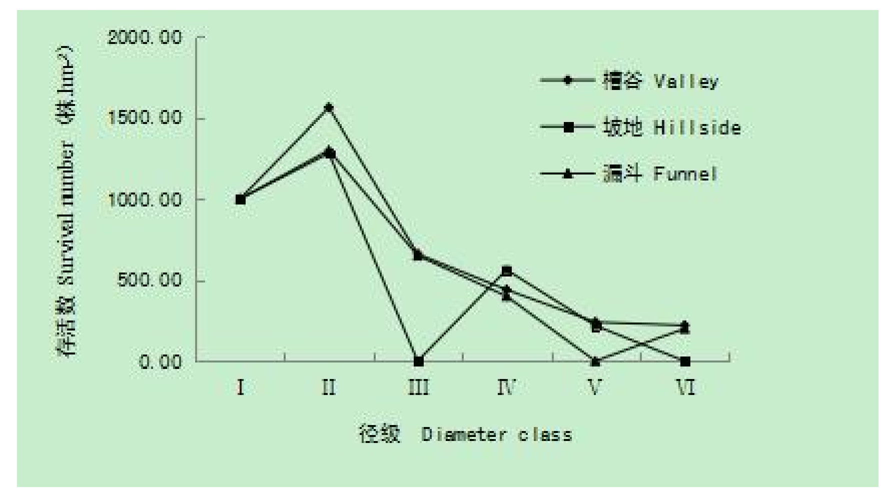


图 2　不同地形部位青冈种群存活曲线

Fig.2　Survival curves of *Cyclobalanopsis glauca* at different topography sites.

2.2 青冈种群分布格局及其动态

2.2.1 种群分布格局

青冈种群空间分布格局指数见（表 1），由表 1 可知，不同地形部位种群的方差/均值比

均小于 1，且通过了 t 检验，其聚集程度较低，为随机分布。偏离指数 C_X、丛生指数 I 值和 K 值表现为槽谷＞坡地＞漏斗；平均拥挤度 M*值为漏斗＞坡地＞槽谷；聚块性指数 PAI 和聚集指数 Ca 值在地形中的变化一致。因此，槽谷、漏斗、坡地的青冈种群均为随机分布。由于各样地种群的分布格局受环境因子影响较大，按照各判定指数的性质，负二项参数 K 值越小，平均拥挤度 M*、聚块性指数 PAI 和聚集指数 Ca 值越大，种群聚集程度越大。因此，从各项指标综合判断，各地形部位种群聚集强度的顺序为漏斗＞坡地＞槽谷。

表 1 不同地形部位青冈种群的分布格局

Table 1 Distribution pattern of *Cyclobalanopsis glauca* population at different topography sites

样地 Plot	均值 Mean	方差 Variance	t 值 t value	C_X	I	K	M*	PAI	C_a	分布类型 Distribution type
漏斗 Funnel	93.388	10.600	-1.881	0.114	-0.886	-105.345	92.502	0.991	-0.009	R
坡地 Hillside	14.045	2.200	-1.789	0.157	-0.843	-16.654	13.202	1.366	0.366	R
槽谷 Valley	4.300	1.600	-1.332	0.372	-0.628	-6.848	3.672	0.854	-0.146	R

U：均匀分布 Uuniform distribution C：集群分布 Cluster distribution; R： 随机分布 Random distribution.下同 The same below.

2.2.2 种群分布格局动态

青冈种群不同径级的分布格局动态见表 2。槽谷的青冈种群分布格局除II级幼树均匀分布外，小树、中树、大树为随机分布；漏斗种群幼树、小树、中树为聚集分布，大树为随机分布；坡地种群幼树、一级中树为聚集分布 ，二级中树为随机分布。可见，青冈种群不同径级的分布格局大体表现为随龄级的增加聚集程度逐渐减弱，由聚集分布向随机分布转变的趋势，其中，幼苗、幼树、小树多呈聚集分布，中树、大树多呈随机分布。

表 2 不同地形部位青冈种群的分布格局动态

Table 2 Dynamics of distribution pattern of *Cyclobalanopsis glauca* at different topography sites

样地 Plot	径级 Diameter class	均值 Mean	方差 Variance	t 值 T value	C_X	I	K	M*	PAI	Ca	分布类型 Distribution type
槽谷 Valley	I	3.833	2.473	-0.753	0.645	-0.355	-10.803	3.478	0.907	-0.093	R
	II	2.500	1.250	-1.061	0.500	-0.500	-5.000	2.000	0.800	-0.200	U
	III	4.667	2.889	-0.808	0.619	-0.381	-12.250	4.286	0.918	-0.082	R
	Ⅳ	7.167	6.805	-0.107	0.949	-0.051	-141.895	7.116	0.993	-0.007	R
	V	12.143	10.471	-0.292	0.862	-0.138	-88.189	12.005	0.989	-0.011	R
	VI	13.285	11.222	-0.329	0.845	-0.155	-85.551	13.130	0.988	-0.012	R
漏斗 Funnel	I , II	0.450	0.500	0.236	1.111	0.111	4.050	0.561	1.247	0.247	C
	III	1.549	2.892	1.839	1.867	0.867	1.787	2.416	1.560	0.560	C
	Ⅳ	1.890	2.433	0.609	1.287	0.287	6.578	2.177	1.152	0.152	C
	VI	10.324	5.158	-1.061	0.500	-0.500	-20.632	9.824	0.952	-0.048	R
坡地 Hillside	I , II	1.471	2.167	2.121	2.000	1.000	3.109	1.944	1.322	0.322	C
	Ⅳ	1.342	1.623	0.444	1.209	0.209	6.409	1.551	1.156	0.156	C
	V	2.556	0.333	-1.845	0.130	-0.870	-2.939	1.686	0.660	-0.340	R

3 讨论

3.1 青冈种群径级结构

以立木级结构代替年龄分析青冈种群结构特征。结果表明，茂兰喀斯特森林不同地形部位青冈种群幼苗较丰富，II级幼树占绝对优势，中、大树占一定比例，种群具有较强的自我更新能力，表现为增长型种群。不同地形部位种群径级结构差异明显，除槽谷各径级都有分布外，漏斗、坡地的某些径级出现缺失现象，导致青冈种群径级结构不完整，其原因可能是环境筛的作用使种群更新受阻，导致个体很难通过此筛而大量死亡。组成环境筛的因素是多方面的，可能是气候、土壤条件的变化等（邹惠渝等，1995）。种群数量的变化除了环境筛的作用外，也可能是激烈的种内竞争作用（宋萍等，2005）。随种群年龄增加，个体间竞争加剧而出现自疏现象。青冈存活曲线显示从幼树到小树阶段三种地形部位均出现明显的数量锐减过程，自疏作用导致小树、大树数量较少，使种群径级结构呈中间高而两端低的状态。茂兰自然保护区漏斗、槽谷和坡地等地形部位生态条件差异明显，主要表现在光照、土壤养分和水分等方面。坡地的乔木层郁闭度较小，光照强，温度高，小气候变化剧烈，加上土层浅薄，土壤养分、水分缺乏，生境条件较为严酷，抑制青冈种子萌发和幼苗生长，导致幼苗幼树较少。此外，坡地地形较陡，大径个体（VI级大树）很难在该地形部位扎根生长，致使坡地种群径级结构最不完整。漏斗中虽土层较厚，但光照不足，土壤过于阴湿。张德楠等（2013)研究表明土壤含水量对青冈种子的萌发率起到显著的影响，漏斗中的土壤水分充足，利于青冈种子的萌发。青冈幼苗幼树耐阴，但大树喜光，因此漏斗中青冈幼苗和幼树较丰富而大树较少甚至缺失。槽谷中的生境湿度、水分虽不如漏斗地带，但优于坡地，光照条件适中，环境条件最稳定，这类生境比较适宜于青冈不同年龄植株的生长，因此槽谷中的青冈种群径级结构最完整。

3.2 青冈种群分布格局

青冈种群在三种地形部位中整体呈随机分布，但幼苗、幼树、小树多呈聚集分布，且聚集强度为漏斗＞坡地＞槽谷，到中树、大树等阶段聚集强度逐渐降低。这主要与种群自身的生物学特性及环境因素相关。就地形而言，漏斗地势低凹，青冈的果实为卵形或椭圆形的坚果，果实较重，种子传播方式为重力传播，因此，多数种子聚集在地势低凹处或母树周围，种子萌发形成幼苗后，幼苗和幼树呈聚集分布。坡地地势陡峭，青冈种子由于重力作用而在石沟、石缝、石槽等低凹处聚集，因而幼苗和幼树亦呈集群分布。槽谷是三种地形里地势最为平坦，水热条件较均衡的地带，种子的扩散受地形的影响较小，因而幼苗和幼树的聚集程度较漏斗和坡地小。种群的分布格局是种群与环境适应的结果（李辛雷等，2013）。喀斯特森林生态系统生态环境严酷，萌生是很多物种为了适应环境，争夺更多的生存资源和空间，经过长期的适应和进化形成的一种适应方式（郑振宇和龙翠玲，2014），如高龄级树干折断、倒伏时，根颈处或根系上常有多株萌芽、根蘖条产生，增强了种群的更新能力，萌生苗在维持种群的稳定和延续方面起到很大的作用。由萌蘖形成的新个体，不会改变个体原有的位置，而是聚集在一起。随着幼苗的生长，为争夺更多的水分、养分、光照等资源，个体间的竞争加剧，导致种内和种间相互作用增强而造成植物自疏或他疏作用（李立等，2010），于是种群分布格局由聚集分布向随机分布转变。因此，不同地形的青冈种群径级较大的中树或大树呈随机分布。蔡飞（2000）和胡小兵等（2003）在研究青冈种群时发现，不同大小级分布格局亦表现为幼苗呈集群分布，随着种群的生长发育，聚集程度逐渐减弱，向随机分布转变。其它常绿阔叶树种的分布格局亦如此，如多脉青冈（潘霞等，2013）与甜槠（徐学红等，2005）种群在幼苗、幼树、甚至小树阶段呈集群分布，到中、大树阶段呈随机分布。由此可见，茂兰喀斯特森林优势树种青冈种群的分布格局与其它常绿阔叶树种分布格局的变化趋势一致。

西南岩溶山区是我国生态环境脆弱区，森林植被的恢复是其生态环境建设的首要任务（李先琨等，2003；姚贻强等，2008）。青冈喜生于微碱性或中性的石灰岩土壤上，耐干燥贫瘠，是岩溶生态系统植物群落的建群种之一（邓艳等，2006），其种群的发展对于岩溶区生态恢复具有重要作用。因此，在喀斯特生态脆弱区或植被退化地带，前期恢复阶段可栽种青冈幼苗，随着群落逐渐稳定，可适当补植其它树种。演替中后期，可采取相应的人工抚育措施，疏伐群落内过于密集的灌木、藤本和杂草等，适当增加群落光照强度，提高乔木幼苗存活率，提高退化喀斯特植被恢复的潜力和速度。茂兰喀斯特森林土层浅薄、岩石裂隙发育强烈，浅根性植物很难在石面、石沟上扎根生长，而青冈是深根性植物，根系发达、穿串力强，在严酷的喀斯特生境中具较强的生长优势，成为茂兰喀斯特森林的优势种之一。因此，鉴于茂兰保护区地形地貌复杂多样，石面、石沟、石缝等小生境随机性和异质性高等特征，维持茂兰喀斯特森林生态环境的多样性和完整性，利用不同地形和小生境的环境优势，保证种子萌发和幼苗生长的基本条件，是茂兰喀斯特森林天然更新的保障。

参考文献:

CAI F，2000. A study on the structure and dynamics of *Cyclobalanopsis glauca* population at hills around west lake in Hangzhou [J]. Sci Silv Sin，36(3): 67-72. [蔡飞，2000. 杭州西湖山区青冈种群结构和动态的研究[J]. 林业科学，36(3):67-72.]

CHEN QX，LIAO L，ZHENG J，et al，2011. Effects of light intensities on growth and physiological characteristics of potted *Cyclobalanopsis glauca* seedlings [J]. Sci Silv Sin，47(12): 53-59. [陈秋夏，廖亮，郑坚，等，2011. 光照强度对青冈栎容器苗生长和生理特征的影响[J]. 林业科学，47(12):53-59.]

DENG Y，JIANG ZC，LUO WQ，et al，2006. Study on water physiology of *Cyclobalanopsis glanca* on different karst drought stress [J]. Res Agric Mod，27(3): 238-240. [邓艳，蒋忠诚，罗为群，等，2006. 不同岩溶干旱胁迫下青冈栎水分生理对比研究[J]. 农业现代化研究，27(3):238-240.]

GAN YK，CHEN XJ，WEI M，et al，2010. Experimental study on anti-cancer activity of the fruit *Cyclobalanopsis glauca* [J]. Food Sci Technol，35(3): 22-229. [甘耀坤，陈旭健，韦敏，等，2010. 青冈栎果实抗癌活性的实验研究[J]. 食品科技，35(3):227-229.]

HU XB，YU MJ，2003. Size structure and distribution pattern of *Cyclobalanopsis glauca* population in Evergreen Broad-leaved Forests [J]. J Zhejiang Univ（Nat Sci Ed），30(5): 574-579. [胡小兵，于明坚，2003. 青冈常绿阔叶林中青冈种群结构与分布格局[J]. 浙江大学学报（理学版），30(5):574-579.]

HUANG SJ，LI TH，WEN SZ，et al, 2017. Study on growth rule and biomass distribution pattern of *Cyclobalanopsis glauca* [J]. J Centr S Univ For Technol，37(3): 57-62. [黄石嘉，李铁华，文仕知，等，2017. 青冈栎的生长规律及生物量分布格局研究[J]. 中南林业科技大学学报，37(3):57-62.]

LI L，CHEN JH，REN HB，et al，2010. Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broad-leaved evergreen forest in Gutianshan National Reserve，China [J]. Chin J Plant Ecol，34(3): 241-252. [李立，陈建华，任海保，等，2010. 古田山常绿阔叶林优势树种甜槠和木荷的空间格局分析[J]. 植物生态学报，34(3):241-252.]

LI L，HUI SR，HUI GY，et al，2007. A Study on the Influence of Minimum measured diameter on determining spatial distribution patterns of forest trees [J]. For Res，20(3): 334-337. [李丽，惠淑荣，惠刚盈，等，2007. 不同起测径对判定林木空间分布格局影响的研究[J]. 林业科学研究，20(3):334-337.]

LI XK，HE CX，JIANG，ZC，2003. Method and principles of ecological rehabilitation and reconstruction in fragile karst ecosystem [J]. Carsol Sin，22(1): 12–17. [李先琨，何成新，蒋忠诚. 2003.岩溶脆弱生态区生态恢复、重建的原理与方法[J]. 中国岩溶，22(1):12-17.]

LI XL，SUN ZY，LI JY，et al，2013. Population structure and spatial distribution pattern of *Camellia azalea* in E'huangzhang Nature Reserve of Guangdong，China [J]. Chin J Appl Ecol，24(8): 2115-2121. [李辛雷，孙振

元，李纪元，等， 2013. 广东鹅凰嶂自然保护区杜鹃红山茶种群结构与空间分布格局[J]. 应用生态学报，24(8):2115-2121.]

LIU Y， XIA JL， XIA LL， et al， 2013. Research on the community structure and species diversity of *Cyclobalanopsis glauca* Oerst. in Hengshan [J]. Chin Wild Plant Res，32(4): 41-44. [刘瑜，夏江林，夏淋淋，等，2013. 衡山青冈栎群落结构及物种多样性研究[J]. 中国野生植物资源，32(4):41-44.]

LONG CL， 2008. Species diversity change pattern in gap gradient in Karst forest in Maolan Nature Reserve, Guizhou Province [J]. Guihaia，28（1）: 57–61. [龙翠玲. 2008. 喀斯特森林林隙梯度物种多样性变化规律[J]. 广西植物，28(1) : 57-61.]

PAN X， ZHOU RF， GU SS， et al， 2013. Structure and distribution pattern of *Cyclobalanopsis multinervis* population in an evergreen broad-leaved forest in Baishanzu [J]. Subtrop Plant Sci，42(3): 227-232. [潘霞，周荣飞，顾莎莎，等，2013. 百山祖北坡常绿阔叶林多脉青冈种群结构和分布格局[J]. 亚热带植物科学，42(3):227-232.]

PENG SL，1993. Fluctuation of forest community [J]. Chin J Appl Ecol，4(2): 120-125. [彭少麟，1993. 森林群落波动的探讨[J]. 应用生态学报，4(2):120-125.]

QIN X，LONG CL，2016. Analysis on structure and distribution pattern of dominant arbor population at different succession stages of karst forest in Maolan natural reserve [J]. J Guizhou Norm Univ (Nat Sci Ed)，34(6): 33-38. [覃弦，龙翠玲，2016. 茂兰喀斯特森林不同演替阶段优势乔木种群结构与分布格局[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版)，34 (6):33-38.]

SONG P，HONG W，WU CZ，et al，2005. Population structure and its dynamics of rare and endangered plant *Alsophila spinulosa* [J]. Chin J Appl Ecol，16(3): 413–418. [宋萍，洪伟，吴承祯，等，2005. 珍稀濒危植物桫椤种群结构与动态研究[J]. 应用生态学报，16(3):413-418.]

WANG JW，ZHANG GF，CHEN HY，2008. Population pattern and community characteristics of endemic and rare plant *Magnolia zenii* in Baohuashan National Forest Park [J]. Guihaia，28(4): 489-494. [王剑伟，张光富，陈会艳. 2008. 特有珍稀植物宝华玉兰种群分布格局和群落特征[J]. 广西植物，28(4):489-494.]

XU XH，YU MJ，HU ZH，et al，2005. The structure and dynamics of *Castanopsis eyrei* population in Gutian Mountain Natural Reserve in Zhejiang，East China [J]. Acta Ecol Sin，25(3): 645-653. [徐学红，于明坚，胡正华，等，2005. 浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态[J]. 生态学报，25(3):645-653.]

YAO YQ，ZHANG ZH，LIANG SC，2008. Structure of *Cyclobalanopsis glauca* population on karst hills of Guilin [J]. J Zhejiang For Sci Technol，28 (4): 8-11. [姚贻强，张忠华，梁士楚， 等， 2008. 桂林岩溶石山青冈栎种群的结构特征[J]. 浙江林业科技，28 (4):8-11.]

ZENG DJ，LUO AY，BAI KD，et al，2013. A physiological study on seed germination of *Cyclobalanopsis Glauca* [J]. Seed，32(10): 8-11. [曾丹娟，罗艾滢，白坤栋，等 .2013. 青冈栎种子萌发的生理生态学研究[J]. 种子，32 (10):8-11.]

ZENG SQ，LONG SS，XIAO HS，et al，2016. Intraspecific and interspecific competition of *Cyclobalanopsis glauca* secondary forests in south China [J]. J Centr S Univ For Technol，36(10): 1-5. [曾思齐，龙时胜，肖化顺，等，2016. 南方地区青冈栎次生林种内与种间竞争研究[J]. 中南林业科技大学学报，36(10):1-5.]

ZHANG DN，LUO AY，XU GP，et al，2013. Influence of temperature and soil moisture on seed germination of *Cyclobalanopsis glauca* [J]. Guihala，33(3): 306-312. [张德楠，罗艾滢，徐广平，等，2013. 温度和土壤含水量对青冈栎种子萌发的影响[J]. 广西植物，33(3):306-312.]

ZHANG W，LI HY，LAI XH，et al，2016.Distribution patterns of *Juglans cathayensis* populations at different slope aspects in Tianshan valley in Xinjiang，China [J]. Chin J Appl Ecol，27(10): 3105-3113. [张维，李海燕，赖晓辉，等，2016. 新疆天山峡谷不同坡向野核桃种群分布格局[J]. 应用生态学报，27(10):3105-3113.]

ZHANG ZF，YOU YM，HUANG YQ，et al，2012. Effects of drought stress on *Cyclobalanopsis glauca* seedlings under simulating karst environment condition [J]. Acta Ecol Sin. 32(20): 6318-6325. [张中峰，尤业明，黄玉清，

等，2012. 模拟喀斯特生境条件下干旱胁迫对青冈栎苗木的影响[J]. 生态学报，32(20):6318-6325.]

ZHAO ZS， ZHENG YQ， LIANG JY， et al， 2016. Spatial distribution pattern of *Populus euphratica* and *P. pruinosa* clonal ramets in Tarim River Basin，China [J]. Chin J Appl Ecol，27(2): 403-411. [赵正帅，郑亚琼，梁继业，等，2016. 塔里木河流域胡杨和灰叶胡杨克隆分株空间分布格局[J]. 应用生态学报，27(2):403-411.]

ZHENG ZY，LONG CL，2014. Interspecific association of woody plant species at different topography sites in Maolan karst forest [J]. For Res Manag，(4): 78-84. [郑振宇，龙翠玲. 2014. 茂兰喀斯特森林不同地形部位木本植物种间联结性分析[J]. 林业资源管理，(4):78-84]

ZHU SQ，YANG SY，1987. Study of karst forest in Maolan [M]// Zhou Z-X ed. Scientific expedition of Karst forest in Maolan. Guiyang: Guizhou People Press，121–124. [朱守谦，杨世逸. 1987. 茂兰喀斯特森林初析. 周政贤主编，茂兰喀斯特森林科学考察集[M]. 贵阳:贵州人民出版社，121–124.]

ZOU HY，WU D R，CHEN GL，et al，1995. Study on population ecology of *Phoebe bournei* at Luoboyan Reserve in Fujian——correlativity among dominant species [J]. J Nanjing For Univ，19(2): 39-45.[邹惠渝，吴大荣，陈国龙，等，1995. 罗卜岩保护区闽楠种群生态学研究——优势乔木种间联结[J]. 南京林业大学学报，19(2):39-45.]